

青钱柳种子雨的季节动态及土壤种子库特征

黄梓良¹, 徐子恒², 孙操稳^{3*}

(1.福建林业职业技术学院,福建 南平 353000;2.江苏省淮安市林业技术指导站,江苏 淮安 223001;
3.南京林业大学,南方现代林业协同创新中心,南京林业大学林学院,江苏 南京 210037)

摘要:【目的】研究青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)种子雨的季节动态及土壤种子库特征,以阐明其种群更新和演替规律。【方法】以江苏溧阳大石山3种林分密度(1 050、720和525株/hm²,代号依次为C1、C2、C3)青钱柳人工林为对象,对其种子雨季节动态及种子性状进行观测和分析;在江西九岭山5个青钱柳天然群落设样方调查,并对样方内的土壤种子库分枯枝落叶层(I层)和土壤层(II层)进行种子筛选和分析。【结果】根据青钱柳种子雨密度,将落种时期分为3个阶段:落种前期(8月20日—9月20日)、落种中期(9月21日—12月10日)和落种后期(12月11日—12月30日);种子雨出现2个高峰(9月10日和12月20日),落种前期和落种后期其单位面积落种量分别占全年的42.4%和43.5%;不同落种阶段的种子雨密度和具生活力的种子数差异显著,但其他种子性状差异不显著。林分密度显著影响青钱柳饱满种子数和种子千粒质量,但未影响其他种子性状。青钱柳天然群落的土壤种子库密度均呈现为I层(37.4粒/m²)>II层(17.9粒/m²),群落间的种子库密度差异达显著水平;II层种子直径、厚度及体积均小于I层种子。青钱柳群落土壤种子库的种子饱满度和生活力均较低,分别为13.0%~27.1%和0~10.4%;相比较而言,I层种子生活力和饱满度总体上大于II层,说明种子库中的种子寿命随着时间的延长呈下降趋势。【结论】青钱柳林分种子雨呈双峰特征,林分密度显著影响了种子雨密度和千粒质量,但对种子饱满度和生活力的影响不大;土壤种子库枯枝落叶层(I层)种子数量和质量均优于土壤层(II层)种子,贮存在土壤种子库的种子休眠被解除,有利于青钱柳群落的更新和演替。

关键词: 青钱柳;种子雨;林分密度;季节动态;土壤种子库;天然更新

中图分类号:S722

文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2006(2023)02-0018-09



Study on seasonal dynamics of seed rain and characteristics of soil seed banks in *Cyclocarya paliurus*

HUANG Ziliang¹, XU Ziheng², SUN Caowen^{3*}

(1.Fujian Forestry Vocational & Technical College, Nanping 353000, China; 2.Huai'an Forestry Technical Guidance Station, Huai'an 223001, China; 3.Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China)

Abstract: 【Objective】 This study investigated the role of succession and regeneration for populations of *Cyclocarya paliurus*; in particular, seasonal dynamics of seed rain and soil seed bank characteristics were investigated. 【Method】 Investigation of seasonal dynamics of seed rain was performed in plantations of *C. paliurus* with three densities (C1: 1 050 plant/hm², C2: 720 plant/hm², and C3: 525 plant/hm²), which were planted in Dashishan, Liyang, Jiangsu Province; the traits of seeds were also analyzed. In addition, we surveyed and dissected the soil seed banks dispersed in five natural populations located in Jiuling Mountain, Jiangxi Province. The soil seed banks in two layers, named as litter layer (I) and soil layer (II), were separately analyzed. 【Result】 According to the density of seed rain, the duration of seed falling was divided into three stages: early stage (8.20–9.20), medium stage (9.20–12.10), and late stage (12.10–12.30); two peaks of seed rain were recorded at 9.10 and 12.20, respectively; the amount of seed rain during

收稿日期 Received:2022-10-19

修回日期 Accepted:2022-12-21

基金项目:国家自然科学基金青年基金项目(32201541);福建省林业科技推广项目(2021TG15)。

第一作者:黄梓良(1376770826@qq.com),副教授。*通信作者:孙操稳(scw19871217@126.com),讲师,博士。

引文格式:黄梓良,徐子恒,孙操稳.青钱柳种子雨的季节动态及土壤种子库特征[J].南京林业大学学报(自然科学版),2023,47(2):18-26.HUANG Z L, XU Z H, SUN C W. Study on seasonal dynamics of seed rain and characteristics of soil seed banks in *Cyclocarya paliurus*[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2023, 47(2): 18-26. DOI:10.12302/j.issn.1000-2006.202210026.

these two peaks in the early and late stage accounted for 42.4% and 43.5% of the whole annual production, respectively. The differences of seed rain and number of viable seeds at various stages were significant, but the other seed traits were insignificant. Moreover, the effects of plantation density on the number of full seeds and 1 000-seed weigh were significant, but no effect on the other seed traits was detected. In five natural populations of *C. paliurus*, the density of soil seed bank in the I layer (37.4 grain/m^2) was higher than that in the II layer (17.9 grain/m^2), and this parameter presented an obvious divergence among populations. Moreover, the seed diameter, thickness and volume from the II layer were all smaller than those from the I layer. More importantly, seed fullness and viability from the soil seed banks were lower by 13.0%–27.1% and 0%–10.4%, respectively. However, these indicators of seeds from the I layer were generally higher those from the II layer, indicating a descending tendency in seed quality as duration increases. 【Conclusion】There were two peaks of seed rain in plantations of *C. paliurus*, and stand density affected the density of seed rain and 1 000-seed weigh more than seed fullness or viability. Both the quantity and quality of seeds in the soil banks from the I layer were superior to those from the II layer. The dormancy of seeds stored in soil is relieved in favor of regeneration and succession of *C. paliurus* populations.

Keywords: *Cyclocarya paliurus*; seed rain; stands density; seasonal dynamics; soil seed bank; natural regeneration

在森林生态系统中,土壤种子库常被视为植物种群更新演替的保障;地上种子雨是地下种子库的来源和补充,二者共同促进了种群的更新和扩张。能够形成持久性土壤种子库的植物,其种子库作用更为突出;如不能形成持久种子库,则地上种子雨的作用更为重要^[1]。但在落种过程中种子雨的扩散被限制,即种子无法散布到合适的生境而影响种群幼苗的补充,进而影响种群的演替和更新。不论在种群还是群落水平上,扩散限制是普遍存在的^[2]。一般来说,扩散限制与种子产量(种子雨)、种子扩散方式和能力以及传播媒介密切相关。有研究认为风散布型植物产生大量小种子,不存在扩散限制,但幼苗种群死亡率很高,更新收益并未显著提升^[3]。而对于先锋树种的演替,在较小的空间尺度上还存在种子产量和质量限制^[4]。

青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)系胡桃科(Juglandaceae)青钱柳属植物,其叶富含多糖、黄酮和三萜等具有多种生物活性的次生代谢产物,具有很高的保健和药用价值^[5-7]。该树种广泛分布于我国江西、湖北、贵州、湖南等亚热带地区海拔420~1 100 m(东部)、400~2 500 m(西部)的山地、溪谷、林缘等处^[8]。青钱柳种子为扁球形,具有革质圆盘状翅,其结构有利于种子的风扩散传播。但由于种子空粒率高,且具有深休眠特性等^[9],种子萌发困难;资源调查还发现其在天然林下更新状况不佳,幼树数量极为有限,影响了种群更新和扩张^[8]。

为了解植物种群的天然更新和演替特点,调查天然群体的种子雨及土壤种子库显然是有效的方法。但青钱柳天然资源零星分布于深山老林和一些自然保护区中,且多位于溪谷坡地^[8],作为典型的先锋树种,其成年树在天然林中高达30~40 m,

居于林冠上层;天然群体小,一般仅为几株至20多株不等;种群密度也很小,株间距高达50~100 m^[10]。再加上树体高大和翅果的风散布特性,青钱柳天然林的种子雨调查十分困难。因此本研究以不同密度、已进入开花结果盛期的10年生青钱柳人工林为研究对象,调查其种子雨的季节动态及种子性状,以揭示母树密度对种子雨及种子性状的影响,同时通过天然林土壤种子库特点分析,综合阐述青钱柳种群更新和演替存在的限制因子,以期采取种群扩张的人工干预措施提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青钱柳人工林位于江苏省溧阳市大石山的丘陵山地上(31.7°N, 119.7°E),土壤为酸性黄棕壤(pH 6.5)。该地区属于北亚热带向中亚热带的过渡地带,四季分明、气候温和湿润、雨量充沛、光照充足、无霜期长;年均气温为17.5℃,年均日照为2 240 h,无霜期237 d,年均降水量1 143 mm。该林分建造于2010年,种植材料来自四川沐川种源,与白茶进行套种(茶树高为60~70 cm)。人工林设置3种间作模式(造林密度分别为1 050、720、525株/hm²,代号依次为C1、C2、C3),C1、C2和C3表明行间分别套种1、2和3行茶树;其中,C1和C2模式林分的郁闭度为0.6,C3模式的郁闭度为0.4。供试林分已进入开花结实盛期。

5个天然林群落分布于江西九岭山国家森林公园(115.1°~115.3°E, 28.9°~29.1°N)。该地区位于江西省武宁县城东南郊九岭山脉武陵岩,属亚热带季风气候区,年均气温15.8℃,年降水量1 862 mm。森林植被类型主要为亚热带常绿阔叶林,森林覆盖率达80%以上,土壤类型为黄壤土(表1)。

表 1 青钱柳人工林和天然林群落基本信息
Table 1 Basic informations of plantations and natural stands of *Cyclocaya paliurus*

林分类型 stand type	地点 location	群落号 population code	坡度/(°) slope	海拔/m altitude	经度/(°) longitude (E)	纬度/(°) latitude (N)	生境 habitat	收集点/种子 库样方数 No. of collection/ quadrat of seed bank
人工林 plantation	江苏溧阳(LY)		30	153~212	119.716 7	31.683 3	陡坡/石砾山地	27
		JLS1	22	789~819	115.324 6	29.091 5	沟谷/石砾山地	12
天然林 natural stand	江西九岭山 (JLS)	JLS2	22	815~920	115.264 1	29.014 5	陡坡/石砾山地	5
		JLS3	25	477	115.300 4	29.031 0	路旁/石砾山地	27
		JLS4	21	455~577	115.223 3	29.033 0	沟谷/石砾山地	15
		JLS5	29	360~408	115.078 7	28.893 5	沟谷/石砾山地	4

1.2 结实母树生长状况调查

在青钱柳种子雨调查当年林木落叶后进行人工林结实母株的生长状况调查,包括胸径、树高和冠幅。

对天然林进行踏查后,在以青钱柳为优势树种的林分内,每个群落设置 1 个样地(20 m×20 m),对青钱柳植株进行每木检尺,包括胸径、树高、冠幅等;记录更新幼苗(苗高 50 cm 以下)数量、样地的地理信息以及林分郁闭度,同时评估人为干扰程度。

1.3 种子雨观测和指标测定

1.3.1 种子雨收集

种子雨季节动态变化观测期为 8 月 20 日(开始落种)至 12 月 30 日(落种结束)。在各密度林中,分别依“W”形布置 9 个收集点,共 27 个收集点。每个收集点面积为 1 m×1 m,用尼龙网进行收集,网底离地 50 cm 左右。每隔 10 d 收集 1 次种子,共收集 13 次;收集时同时取出枯枝落叶带回实验室,用 80 ℃烘箱烘至恒定质量后测定生物量。

种子雨密度为单位面积每天掉落的种子数量,单位粒/(m²·d);为了便于估算,按照结实母树平均冠幅来计算单位面积落种数量和落叶生物量。

1.3.2 土壤种子库调查

结合天然林中青钱柳结实母树(密度、大小)的分布及所在地形(坡位、坡度)特点,土壤种子库采用多样点小样方法,以降低取样误差。样方大小设为 50 cm×50 cm,每样地的样方数量见表 1。由于天然林多位于沟谷坡地,土层极薄且多含石砾,因此土壤种子库仅分上下两层采集;上层为枯枝落叶层,下层为 0~5 cm 土层。分层取样后带回实验室分选青钱柳种子,计算种子库密度,即单位面积种子数量,单位为粒/m²。

1.3.3 种子形态和质量指标的测定

将收集分选出的种子进行形态指标和质量指标测定。

形态指标包括带(去)翅直径(最宽处)和厚度,并计算种子径厚比、种子体积和千粒质量。种子体积测算时采用 100 mL 量筒盛装细沙,计数 V_1 ;从测定样品中随机数取 50 粒种子加入量筒,摇均使种子完全埋在细沙中,计数 V_2 ;计算单粒种子体积为 $V=(V_2-V_1)/50$ 。用 GB 2772—1999《林木种子检验规程》中百粒法测定种子千粒质量。

质量指标包括种子饱满度和生活力。沿种脐方向切开,观察并记录种子饱满度;用 GB 2772—1999 中 TTC 染色法测定种子生活力。各指标测定设 3 个重复,每重复 30 粒种子(不足 30 粒全部测量)。

1.4 数据处理

用 Excel 2013 进行统计分析,用 SPSS 19.0 进行方差分析,非参数检验和多重比较,对于方差不齐的种子性状进行秩转换后再进行方差分析;用 Excel 2013、Origin 2017 等进行图表绘制。变异系数=标准差/平均值(种子库)。

2 结果与分析

2.1 青钱柳人工林种子雨特征

2.1.1 林分密度对结实母树生长的影响

青钱柳人工林林分密度显著影响了结实母树的胸径和冠幅($P<0.05$),但对树高的影响不显著($P>0.05$,表 2)。随着林分密度的降低,平均胸径呈显著上升趋势,其中 C3 模式的胸径达到 17.90 cm,显著大于 C1 与 C2($P<0.05$),而 C1 和 C2 差异不显著。冠幅也随着林分密度的降低而增加,C2 和 C3 的冠幅显著大于 C1($P<0.05$);C3 的冠幅最大,达到 4.30 m。胸径大有利于营养物质积累,树

冠增加则有利于提高结实面积,从而提高种子饱满度和种子产量。

表 2 青钱柳人工林密度对结实母株生长状况的影响
Table 2 Effects of plantation density on maternal individual growth of *C. paliurus*

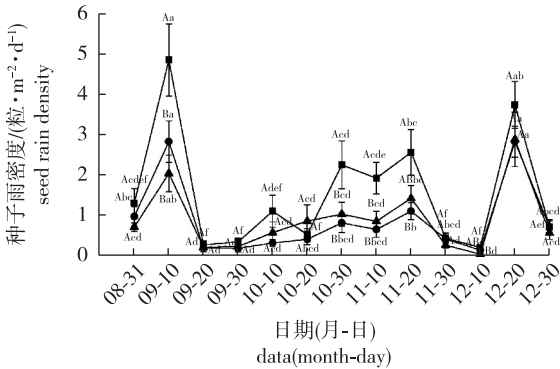
密度模式 mode	株行距/ m space	林分密度/ (株·hm ⁻²) density	胸径/cm DBH	树高/m height	冠幅/m canopy
C1	4.0×2.4	1 050	15.98±2.88 a	10.40±1.08 a	3.90±0.94 a
C2	4.0×3.6	720	16.13±2.92 a	10.18±1.11 a	4.26±0.98 b
C3	4.0×4.8	525	17.90±4.22 b	10.21±1.41 a	4.30±1.04 b

注:不同小写字母表示不同林分密度模式间差异显著 ($P<0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences among plantaion densities at $P<0.05$.

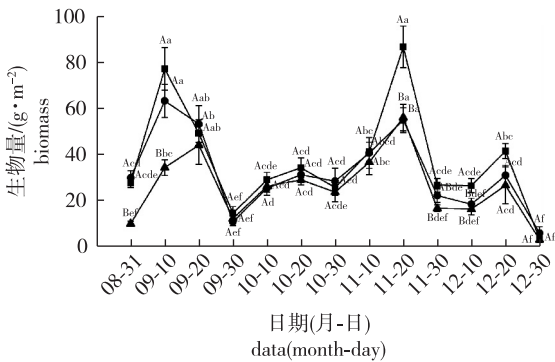
2.1.2 林分密度及生物量对种子雨特征的影响

调查期间,青钱柳于 8 月下旬开始落种,至 12 月下旬结束,种子雨呈现显著的双峰现象(图 1)。两次落种高峰分别为 9 月 10 日和 12 月 20 日,但落种量差异不显著 ($P>0.05$)。

根据种子雨密度大小,将种子雨扩散过程分为



3 个阶段:①落种前期,8 月 20 日—9 月 20 日。这一时期青钱柳落种数先陡增再陡减,高峰时 C1、C2、C3 模式下种子雨密度分别达到 4.9、2.8、2.1 粒/($\text{m}^2\cdot\text{d}$);②落种中期,9 月 21 日—12 月 10 日。随着秋季转换,9 月 21 日—11 月 20 日落种量呈缓慢增加趋势,C1、C2 和 C3 模式下种子雨密度峰值分别为 2.6、1.1、1.4 粒/($\text{m}^2\cdot\text{d}$),11 月 21 日—12 月 10 日的落种量逐渐减少;③落种后期,12 月 11 日—12 月 30 日期间,落种量在 12 月 20 日达到第 2 个高峰,随后落完;高峰时 C1、C2、C3 模式的种子雨密度分别为 3.8、2.8、2.9 粒/($\text{m}^2\cdot\text{d}$)。从种子雨密度来看,落种前期>落种后期>落种中期。比较发现,落种前期 3 种林分密度的种子雨密度差异显著 ($P<0.01$),表现为 $\text{C1}[3.1\text{ 粒}/(\text{m}^2\cdot\text{d})]>\text{C2}[1.9\text{ 粒}/(\text{m}^2\cdot\text{d})]>\text{C3}[1.4\text{ 粒}/(\text{m}^2\cdot\text{d})]$;落种后期不同林分密度间种子雨密度差异不显著;落种中期种子雨密度最小,且林分密度的影响不显著。综合来看,青钱柳种子雨密度随着林分密度的增加而增加。



—■— C1; —●— C2; —▲— C3。

不同小写字母表示同一密度各时期差异显著 ($P<0.05$),不同大写字母表示同一时期不同密度间差异显著 ($P<0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences among seasonal shift at the same density ($P<0.05$); different uppercase letters indicate significant differences among various densities at the same period ($P<0.05$).

图 1 青钱柳人工林种子雨密度和枯枝落叶生物量的季节动态

Fig.1 Seasonal dynamics of seed rain density and litter biomass in plantation of *Cyclocarya paliurus*

3 种密度林分的枯枝落叶生物量也呈现双峰模式(图 1)。第 1 次落叶高峰出现在 9 月 10 日,与第 1 个落种高峰时间相同;第 2 次落叶高峰在 11 月 20 日,在第 2 次落种高峰之前。C1 和 C2 模式的落叶生物量极显著大于 C3 模式 ($P<0.01$),与种子雨的季节动态趋势一致;第 2 次落叶高峰 C1 模式极显著高于 C2 和 C3 模式 ($P<0.01$)。

2.1.3 林分密度对种子性状的影响

对各时期 3 种林分密度的种子性状进行双因素方差分析可知(表 3),种子雨密度和具生活力种子数在不同落种阶段存在极显著差异 ($P<0.01$),

但对种子质量(千粒质量、饱满度和生活力)未产生显著影响 ($P>0.05$)。林分密度极显著影响了饱满种子数和千粒质量 ($P<0.01$),但对种子饱满度和生活力的影响不显著 ($P>0.05$);落种阶段和林分密度的交互效应对种子形态性状未产生显著影响 ($P>0.05$)。

基于双因素方差分析结果,对差异显著的种子性状进行多重比较分析(表 4),发现落种前期和后期种子雨密度分别达到 1.85 和 1.80 粒/($\text{m}^2\cdot\text{d}$),极显著高于落种中期的 0.15 粒/($\text{m}^2\cdot\text{d}$) ($P<0.01$)。

表 3 青钱柳人工林密度和落种阶段对种子性状影响的双因素方差分析

Table 3 Two-factor variance analyses of density and season shift effects on seed traits of *C. paliurus*

因素 factor	种子雨 密度 density of seed rain	饱满 种子数 full seed	饱满度 ratio of full seed	千粒质量 1 000- seed weight	具生活力 种子数 viable seed	种子 生活力 seed viability	种子厚度 seed thickness	种子直径 seed diameter	
								去翅 without wing	具翅 with wing
落种阶段 seed falling period	0.00 **	0.48	0.80	0.15	0.00 **	0.61	0.06	0.16	0.81
林分密度 stand density	0.71	0.01 **	0.23	0.00 **	0.06	0.87	0.07	0.57	0.28
落种阶段×林分密度 seed falling period×stand density	0.18	0.55	0.83	0.95	0.47	0.91	0.15	0.67	0.94

注: * * $P<0.01$ 。

表 4 青钱柳人工林种子雨性状的多重比较

Table 4 Multiple comparisons on seed rain traits of *C. paliurus* plantation

项目 item	阶段/密度 phase/density	日均种子雨密度/ (粒·m ⁻² ·d ⁻¹) density of seed rain	具生活力的种子数/ (粒·m ⁻²) viable seed	饱满种子数/ (粒·m ⁻²) offull seeds	千粒质量/g 1 000-seed weight
落种阶段(中位数) seed drop stage (median)	前期 early-stage	1.85 (1.2~2.8) Bb	0.55 (0.03~0.58) Bb	—	—
	中期 medium-stage	0.15 (0.1~0.2) Aa	0.04 (0.03~0.06) Aa	—	—
	后期 later-stage	1.80 (1.3~2.6) Bb	0.10 (0.06~0.14) Bb	—	—
林分密度模式 code of plantation density	C1	—	—	51 (45.0~84.5) Bb	144.05 (126.33~151.81) Aa
	C2	—	—	35 (31.0~40.0) Aa	137.68 (127.63~150.00) Aa
	C3	—	—	24 (14.5~44.5) Aa	162.75 (145.45~170.58) Bb

注:不同大、小写字母分别表示在 $P<0.01$ 和 $P<0.05$ 水平下差异显著。Different uppercase and lowercase letters indicate significant differences at $P<0.01$ and $P<0.05$ level, respectively.

综合来看,两个落种高峰期的种子雨密度、具生活力种子数均高于其他落种时段,但两个高峰的差异不显著;两个落种高峰的种子雨占比分别达 42.4%和 43.5%,合计为全年的 85.9%。另外,造林密度影响种子性状的多重比较分析发现,3 种林分密度的青钱柳种子饱满数及千粒质量差异显著 ($P<0.05$);其中,C1 密度下饱满种子数中位数达 51 (45.0~84.5) 粒/m²,极显著高于 C3 密度的 24 (14.5~44.5) 粒/m²和 C2 密度的 35 (31.0~40.0) 粒/m² ($P<0.01$)。C3 密度下的种子千粒质量中位数达 162.75 (145.45~170.58) g,极显著高于 C1 密度的 144.05 (126.33~151.81) g 和 C2 密度的 137.68 (127.63~150.00) g ($P<0.01$),但 C1 与 C2

密度的差异不显著。综上,高密度林分 C3 的饱满种子数量显著大于中、低密度林分 C2 和 C1,但对种子饱满度和生活力影响不显著;而低密度林分 C1 的种子千粒质量显著高于高密度林分,可能源于结实母株的营养状况差异。

2.2 青钱柳天然林土壤种子库特征

2.2.1 下种母树生长状况

调查的 5 个天然群体均位于九岭山国家自然保护区,其中最大的群体 JLS1 位于保护区边缘,两个群体(JLS3 和 JLS5)位于保护区的实验区,两个群体(JLS2 和 JLS4)位于缓冲区;各群体的面积差异较大(表 5)。

表 5 青钱柳天然林群落基本情况

Table 5 Basic information of *C. paliurus* in natural stands

群落号 population code	面积/m ² area of population	母树密度/ (株·hm ⁻²) maternal tree density	样方内 株数 trees in quadrat	胸径/cm DBH	树高/m height	冠幅/m crown breadth	郁闭度 canopy density	枯枝落叶 层厚/cm litter	径级/cm diameter class	株数 trees	占比/% percentage
JLS1	5 000	200	12	21.6±7.8	12.0±2.5	4.65±1.7	0.75	>2~4	I (1~10)	22	23.66
JLS2	2 500	130	14	11.9±5.0	10.4±3.0	3.56±1.1	0.80	>4~6	II (>10~20)	21	22.58
JLS3	1 500	100	22	26.3±12.6	15.5±3.3	5.03±1.3	0.80	>2~4	III (>20~30)	25	26.88
JLS4	4 000	60	31	22.7±12.6	13.3±2.0	4.85±1.1	0.75	>2~4	IV (>30~40)	16	17.20
JLS5	1 500	50	14	22.6±9.3	13.1±1.2	4.81±1.5	0.80	>4~6	V (>40~50)	8	8.60
合计 total			93						VI (>50)	1	1.08

群体 JLS1 的青钱柳数量最多,生长于沟谷中央的岩石缝隙,呈带状分布,长 100~150 m、宽 40~60 m;群落 JLS2 位于山腰,坡度较大,有毛竹入侵;JLS3 位于公路两侧,人为破坏严重,面积约 1 500 m²;JLS4 和 JLS5 均沿沟谷呈带状分布。所有群体的郁闭度均达到 0.75 以上,林下光照较弱,从而造成林下更新幼苗很少,样方内仅发现有 1~2 株(表 5)。

从表 5 可知,除 JLS2 的平均胸径仅为 11.9 cm 外,其余均在 20 cm 以上;径级分析发现,胸径<30 cm 的植株占比高达 73.12%,<10 cm 的植株也达 23.66%。由此可见,九岭山的天然群体均为增长型(increasing type)^[10]。结合人工林的生长状况,胸径>10 cm 的植株进入开花结实盛期,但胸径<10 cm 的植株生长和结实均处于不稳定状态。此外还发现,各群体的结实母树密度差异很大,从 50~200 株/hm²不等,这对土壤种子库密度会产生较大的

影响。

2.2.2 土壤种子库表型特征

由于青钱柳天然群体生境立地大部分为坡度较大的石砾山地,岩石裸露且土层极薄,因此在调查土壤种子库进行分层时仅分为枯枝落叶层(I 层)和土层(Ⅱ层);各样点土层差异也很大,变异范围为 2~10 cm。

调查发现,I 层的种子库密度变异范围为 23.5~56.7 粒/m²,Ⅱ层为 6.9~25.0 粒/m²;所有群体的平均种子库密度均呈现出 I 层(37.4 粒/m²)>Ⅱ层(17.9 粒/m²)(表 6)。群落间的种子库密度差异也达显著水平($P<0.05$),但同一群落内样点间的变异系数非常大,最高达到 85.5%。就 I 和Ⅱ层种子库密度总和而言,各群落的大小顺序依次为:JLS3 (78.5 粒/m²)>JLS1 (64.3 粒/m²)>JLS5 (53.0 粒/m²)>JLS2 (50.4 粒/m²)>JLS4 (30.4 粒/m²)。

表 6 九岭山青钱柳天然林群落土壤种子库表型特征

Table 6 The phenotype characteristics of seed in soil banks from natural populations of *C. paliurus* in Jiulingshan

分层 layer	群落号 population code	种子库密度/ (粒·m ⁻²) density of seed bank	直径/mm diameter	厚度/mm thickness	体积/cm ³ volume	千粒质量/g 1 000-seed weight	饱满度/% fillness	生活力/% viability
I	JLS1	39.3±23.1 Aab (58.8)	8.2±0.0 Aa (0.23)	7.7±0.1 Aa (1.93)	0.154±0.003 Aa (2.02)	145.2±3.5 Aa (2.4)	21.7±0.7 Ab (5.5)	8.5±0.3 Aa (5.9)
	JLS2	37.6±19.5 Aab (51.9)	7.1±0.1 Ac (1.23)	6.6±0.1 Ad (1.22)	0.129±0.003 Ac (2.41)	105.5±1.7 Ac (1.7)	14.2±1.6 Ac (19.1)	7.8±0.4 Aa (9.8)
	JLS3	56.7±36.3 Aa (64.1)	7.5±0.1 Ab (0.10)	6.8±0.1 Ac (1.40)	0.131±0.001 Ac (0.72)	104.7±6.8 Ac (6.5)	19.1±0.4 Ab (3.1)	8.5±0.1 Aa (1.2)
	JLS4	23.5±17.2 Ab (73.1)	8.1±0.1 Aa (0.81)	7.4±0.1 Ab (1.26)	0.144±0.002 Ab (1.18)	132.3±3.7 Ab (2.8)	27.1±0.9 Aa (5.5)	10.4±0.5 Aa (8.7)
	JLS5	30.0±6.0 Aab (20.0)	8.2±0.1 Aa (1.00)	6.8±0.1 Ac (1.40)	0.142±0.002 Ab (1.09)	129.6±5.5 Ab (4.2)	15.0±0.9 Bc (10.0)	10.0±0.3 Aa (5.0)
	平均值 average	37.4	7.8	0.7	0.140	121.8	19.4	9.0
Ⅱ	JLS1	25.0±9.8 Ba (39.3)	7.9±0.1 Ba (1.43)	7.1±0.0 Ba (0.3)	0.139±0.001 Ba (0.68)	126.1±1.7 Ba (1.3)	13.0±0.0 Bb (0)	6.7±0.3 Ba (8.7)
	JLS2	12.8±10.2 Bab (80.0)	6.8±0.2 Ac (2.3)	6.4±0.2 Ab (2.8)	0.120±0.002 Bb (2.04)	99.0±3.2 Ac (3.2)	14.2±1.7 Ab (21.4)	0±0 Ba (0)
	JLS3	21.8±13.6 Ba (62.2)	7.4±0.1 Ab (1.1)	6.5±0.1 Bb (0.8)	0.119±0.004 Bb (3.44)	99.1±3.6 Ac (3.7)	13.7±0.3 Bb (4.2)	7.0±0.0 Ba (0)
	JLS4	6.9±5.9 Bb (85.5)	7.7±0.2 Aa (3.1)	6.4±0.2 Bb (2.3)	0.136±0.004 Aa (3.06)	117.0±6.0 Bb (5.1)	14.7±0.3 Bb (3.9)	4.0±0.0 Ba (0)
	JLS5	23.0±7.7 Ba (33.4)	7.91±0.0 Ba (0.4)	6.3±0.2 Bb (3.2)	0.135±0.004 Aa (2.76)	122.4±3.2 Ab (2.6)	23.3±0.3 Aa (2.5)	8.0±0.0 Ba (0)
	平均值 average	17.9	0.8	0.7	0.130	111.5	15.7	5.1

注:不同小写字母表示同一分层不同群落在 $P<0.05$ 水平下差异显著性,不同大写字母表示同一群落 I 层和Ⅱ层间在 $P<0.05$ 水平下差异显著。()内数字为变异系数,单位%。Different lowercase letters present significant differences among various populations at $P<0.05$; while different uppercase letters indicate significant differences between the I andⅡ layer at $P<0.05$. Numbers in parentheses are coefficients of variations, the whit is %.

种子的表型特征主要受种子遗传特性和环境因素的综合影响。考虑到土壤层种子至少为2年前的种子,受土壤侵蚀的影响,种翅基本脱落,因此仅分析脱翅种子的表型特征。由于落种时间不一致,Ⅱ层种子受土壤环境及微生物的影响,其种子直径、厚度及体积均小于Ⅰ层种子,说明随着时间的延长,土壤种子的种皮被逐渐腐蚀,也是打破种子休眠的过程,有利于促进种子的萌发。比较种子体积可以发现,Ⅰ层和Ⅱ层的种子体积均表现为JLS1>JLS4/JLS5>JLS2/JLS3;种子体积大有利于贮藏更多的营养物质,易长成健壮幼苗。

2.2.3 天然林种子质量指标

种子千粒质量是种子质量的重要指标,一般与种子体积大小相对应。调查发现,仅群落JLS1和JLS4的Ⅰ层种子千粒质量显著大于Ⅱ层($P<0.05$),其余群落间的差异并不显著($P>0.05$);Ⅰ层和Ⅱ层种子库种子千粒质量均表现为JLS1>JLS4/JLS5>JLS2/JLS3(表6)。种子饱满度和生活力为种子质量的关键指标。总体来看,土壤种子库的种子饱满度和生活力均较低,饱满度为13.0%~27.1%,而生活力仅为0~10.4%。相比较而言,Ⅰ层种子生活力和饱满度总体上大于Ⅱ层,说明种子库中的种子质量随着时间的延长呈下降趋势。少数群落里出现了异常,推测可能与所处地形有关。如JLS5群落中Ⅱ层种子饱满度(23.3%)显著大于Ⅰ层(15.0%),因该群落所在地为沟谷,落种经雨水冲刷及风力作用下易聚集于此;而群落JLS2的Ⅱ层种子生活力为0,因其所在地为石砾陡坡,大部分种子易被冲刷流走。

3 讨论

种子雨是种群生态学和种群演替的主要来源,其时空动态反映了树种天然更新及对环境的适应策略^[11]。土壤种子库上层枯落物和土壤中全部种子的总和^[12],森林类型和组成、立地条件、光照、土壤水分和枯落物等通过影响种子雨进一步影响土壤种子库的形成;而种子雨和土壤种子库通过影响林下更新幼苗的数量和质量,最终影响森林更新和演替。

3.1 青钱柳种子雨的季节特异性

青钱柳天然群体多散生分布于我国南方山地^[13],种群密度也很低^[10],加之树体高大和风媒传粉特性,种子雨调查很困难;而人工林种群密度相对较高,植株分布和生长发育较为均匀,种子雨季节性变化较为稳定,具有一定代表性。因此,以

青钱柳人工林为研究对象,调查种子雨季节动态,具有可行性和针对性。

种子雨存在时空格局上的变异性。时间尺度上种子雨有大小年现象,其间隔期因种而异。在天然群体中,青钱柳共存有两种倍性植株,即二倍体($2x=32$)和同源四倍体($4x=64$);该种同时还具有异型异熟的交配系统^[14]。多年的调查发现,青钱柳种子产量波动不大,但种子质量存在显著的大小年现象。种子的大小年现象在许多树种中多有报道,如东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)、水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)等^[15];它不仅影响了种子产量和质量,更重要的是影响了土壤种子库的种子密度,从而潜在长远地影响群落演替和更新。不仅如此,种子雨还具有季节特点:一般认为亚热带地区树种的种子雨多在秋季达到峰值,为春花秋实的物候特性使然^[16]。本研究也发现青钱柳的秋季果实成熟特性,种子雨的散落也出现显著的季节性差异,即出现两个落种高峰(9月10日和12月20日);落种前期和落种后期落种量占当年种子雨的42.4%和43.5%。种子雨的双峰落种现象在油松(*Pinus tabulaeformis*)上也有报道^[17],与大部分树种如兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、白桦(*Betula platyphlla*)等^[18]仅有1个落种高峰存在差异。分析认为,这可能与青钱柳的雌雄异型异熟的交配特性有关^[19],雌雄异型异熟植物具有两个明显分开的开花阶段^[20],且两个开花阶段间隔时间达10~15d^[21],这可能导致了雌先型种子成熟期早于雄先型,使种子雨出现两个高峰。

3.2 结实母树密度对种子雨和土壤种子库的影响

结实母树的密度大小、个体间的差异及生长发育过程中能量分配的生态适应性,对种子产量的影响十分显著,也决定了种子雨密度和土壤种子库密度^[22]。通过比较研究青钱柳人工林3种密度的种子雨发现,随着林分密度的增加,种子雨密度也显著提高。分析认为人工林林龄较小,刚进入结实盛期;尽管密度最大的人工林C1开始郁闭,结实母树间的分化较小,不足以明显影响个体的结实能力,因此种子雨密度大小取决于母树数量。随着母树的生长及林分郁闭度的提高,个体分化会加剧,使得不同密度林分的结实能力趋于一致。在郁闭度较高的天然群落中,因青钱柳不耐荫庇,母树密度偏小(50~200株/hm²),加之结实母树个体发育和所处环境(土质、坡度等)存在较大差异,从而影响了土壤种子库的种子密度。此外,森林中林龄也

是影响土壤种子库种子密度的重要因素^[23]。本次调查的青钱柳天然群落的结实母树年龄结构组成差异很大,但总体也表现出密度较大种群的Ⅰ层(枯枝落叶层)土壤种子库大于较小密度的群落。综合看来,九岭山青钱柳群落表现为增长型,多处于青年期,结实能力还处于不稳定阶段,因此对土壤种子库的影响存在较大波动和不确定性。

3.3 青钱柳土壤种子库的聚集性分布及种子质量低下对天然更新的影响

天然群落中的生物因子(结实母树的个体差异、种子本身的特性和扩散方式等)及环境因子(坡度、土层、风速及风向等)均影响了种子雨的空间格局,使得土壤种子库呈聚集而非均匀性分布。青钱柳种子主要靠风力传播,人工林种子雨出现了两个落种高峰阶段,因此种子的传播受季节性的风速风向影响较大。青钱柳天然群体主要分布于亚热带常绿阔叶林中,尽管落种前期(8月20日—9月20日)也是落叶高峰,但天然林分其他树种落叶较少,对林分风力影响不大,更多的种子雨种子易飘落聚集在母树附近;但第2个落叶高峰(11月20日)早于第2个落种高峰(12月20日),落种时林分的风力较大,加大了种子的扩散范围,从而可能降低了林下土壤种子库的种子数量,具生活力种子数也随之下降。

调查发现,本研究中青钱柳天然群落多生长于坡度>20°的陡坡沟谷石砾山地上,土层极薄;再加上雨水冲刷和森林动物的影响,散落的种子往往会重新分布,趋于聚集在土层较厚的低凹处,使土壤种子库呈明显的聚集而非均匀性分布,从而加大了同一群落不同样点的变异系数。这种现象在以风力传播为主的桦木属(*Betula* spp.)树种、紫椴(*Tilia amurensis*)和油松中均有报道^[18,24-25]。土壤种子库的种子寿命不仅与其自身特性相关,还受到生态环境的影响^[26]。研究发现,不管是人工林种子雨还是土壤种子库(Ⅰ层)的种子生活力均比较低下(<10%);而土壤种子库Ⅱ层(土壤层)的生活力则更低,平均仅为5.1%,该结果与前期调查结果一致(0~30%)^[21],推测认为这主要是由于青钱柳的同源多倍化及雌雄异型异熟特性所致。但青钱柳种子属深度休眠种子^[9],多年落种不仅增加土壤种子库的种子数量,更重要的是经过土壤种子库的层积作用,打破了种子的休眠^[27];在天然群落中只要条件合适(光照充足),种子库的种子将重新萌发,并不影响种群的天然更新,这也可以解释青钱柳天然林在自然界中广为分布的现象。但过低

的土壤种子库种子密度及生活力并不利于种群的天然恢复,尤其在困难立地上;因此适当的人为干预有利于加快困难立地上的种群更新。

4 结 论

青钱柳人工林种子雨季节动态可分为3个阶段,落种前期(8月20日—9月20日)、落种中期(9月21日—12月10日)和落种后期(12月11日—12月30日);种子雨出现明显的双峰现象,分别在落种前期(9月10日)和落种后期(12月20日),落种量分别占全年落种量的42.4%和43.5%;各落种时期的种子雨密度和具生活力种子数呈显著差异,但未显著影响种子性状其他指标。林分密度极显著影响了饱满种子数和千粒质量,但未显著影响种子性状其他指标。5个天然群落的平均土壤种子库密度呈现为Ⅰ层(37.4粒/m²)显著大于Ⅱ层(17.9粒/m²),群落间的种子库密度差异达显著水平;Ⅱ层种子直径、厚度及体积均小于Ⅰ层种子。土壤种子库的种子饱满度和生活力均较低,分别为13.0%~27.1%和0~10.4%;相比较而言,Ⅰ层种子生活力和饱满度总体上大于Ⅱ层,说明种子库中的种子质量随着时间的延长呈下降趋势。

参考文献(reference):

- [1] CLEMENTS H, BIERZYCHUDEK P. Can the persistent seed bank contribute to the passive restoration of urban forest fragments after invasive species removal? [J]. *Ecological Rest*, 2017, 35(2): 156–166. DOI: 10.3368/er.35.2.156.
- [2] 韩大勇, 张维, 努尔买买提·依力亚斯, 等. 植物种群更新的补充限制[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(1): 1–12. HAN D Y, ZHANG W, YILYASI N, et al. Recruitment limitation of plant population regeneration[J]. *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45(1): 1–12. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0246.
- [3] LUO Y, HE F, YU S. Recruitment limitation of dominant tree species with varying seed masses in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Community Ecol*, 2013, 14(2): 189–195. DOI: 10.1556/ComEc.14.2013.2.9.
- [4] URIARTE M, BRUNA E M, RUBIM P, et al. Effects of forest fragmentation on the seedling recruitment of a tropical herb: assessing seed vs. safe-site limitation [J]. *Ecology*, 2010, 91(5): 1317–1328. DOI: 10.1890/09-0785.1.
- [5] ZHAO J J, WANG Z T, XU D P, et al. Advances on *Cyclocarya paliurus* polyphenols: extraction, structures, bioactivities and future perspectives[J]. *Food Chem*, 2022, 396: 133667. DOI: 10.1016/j.foodchem.2022.133667.
- [6] 方升佐. 青钱柳产业发展历程及资源培育研究进展[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2022, 46(6): 115–126. FANG S Z. A review on the development history and the resource silviculture of *Cyclocarya paliurus* industry[J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 2022, 46(6): 115–126. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202206019.

- [7] 周永晟,徐子恒,袁发银,等. 亚热带3个地点青钱柳群落特征比较[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(1): 29-35. ZHOU Y S, XU Z H, YUAN F Y, et al. Comparisons of community characteristics among three natural forests of *Cyclocarya paliurus* in the subtropical region of China[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2021, 45(1): 29-35. DOI: 10.12302/j.issn.1000-2006.202005017.
- [8] 方升佐,洪香香. 青钱柳资源培育与开发利用的研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2007, 31(1): 95-100. FANG S Z, FU X X. Progress and prospects on silviculture and utilization of *Cyclocarya paliurus* resources[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2007, 31(1): 95-100. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.2007.01.023.
- [9] FANG S Z, WANG J Y, WEI Z Y, et al. Methods to break seed dormancy in *Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinskaja[J]. Sci Hortic, 2006, 110(3): 305-309. DOI: 10.1016/j.scienta.2006.06.031.
- [10] LI X C, FU X X, SHANG X L, et al. Natural population structure and genetic differentiation for heterodichogamous plant: *Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinskaja (Juglandaceae)[J]. Tree Genet Genomes, 2017, 13(4): 80. DOI: 10.1007/s11295-017-1157-5.
- [11] DU X J, GUO Q F, GAO X M, et al. Seed rain, soil seed bank, seed loss and regeneration of *Castanopsis fargesii* (Fagaceae) in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. For Ecol Manag, 2007, 238(1/2/3): 212-219. DOI: 10.1016/j.foreco.2006.10.018.
- [12] SIMPSON R L. Ecology of soil seed bank[M]. San Diego: Academic Press, 1989: 149-209.
- [13] 刘清亮,李垚,方升佐. 基于 MaxEnt 模型的青钱柳潜在适宜栽培区预测[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(4): 25-29. LIU Q L, LI Y, FANG S Z. MaxEnt model-based identification of potential *Cyclocarya paliurus* cultivation regions[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2017, 41(4): 25-29. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.201608010.
- [14] QU Y Q, SHANG X L, ZENG Z Y, et al. Whole-genome duplication reshaped adaptive evolution in a relict plant species, *Cyclocarya paliurus*[J/OL]. Genomic, Proteomics & Bioinformatics, 2023: 1-57. [2023-03-10]. <http://doi.org/10.1016/j.gpb.2023.02.001>.
- [15] 李云红,田松岩,沃晓棠,等. 伴生东北红豆杉针阔混交林种子雨时空动态[J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42(5): 109-118. LI Y H, TIAN S Y, WO X T, et al. Spatial-temporal dynamics of the seed rain in coniferous and broadleaved mixed forests of *Taxus cuspidata*[J]. J Central South Univ For & Technol, 2022, 42(5): 109-118. DOI: 10.14067/j.cnki.1673-923x.2022.05.012.
- [16] KNIGHTON J, LENNON E, BASTIDAS L, et al. Stormwater detention system parameter sensitivity and uncertainty analysis using SWMM[J]. J Hydrol Eng, 2016, 21(8): 05016014. DOI: 10.1061/(asce)he.1943-5584.0001382.
- [17] 陈智平,张涛,赵万奎,等. 黄土高原子午岭林区油松林种子雨强度及时空动态特征[J]. 中国沙漠, 2020, 40(3): 85-93. CHEN Z P, ZHANG T, ZHAO W K, et al. Characteristics of seed rain intensity and spatio-temporal dynamics of *Pinus tabulaeformis* forest in Ziwanling forest region of Loess Plateau[J]. J Desert Res, 2020, 40(3): 85-93. DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2019.00064.
- [18] 张凌宇,董灵波,陈莹,等. 大兴安岭中部天然次生林种子雨动态[J]. 应用生态学报, 2020, 31(12): 4035-4041. ZHANG L Y, DONG L B, CHEN Y, et al. Seed rain dynamics of natural secondary forest in the central part of Greater Xing'an Mountains, China[J]. Chin J Appl Ecol, 2020, 31(12): 4035-4041. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202012.007.
- [19] 洪香香,冯岚,尚旭岚,等. 青钱柳雌、雄花芽分化进程的形态解剖特征观察[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2011, 34(6): 17-22. FU X X, FENG L, SHANG X L, et al. Observation of morphological and anatomical characters on staminate and pistillate flower differentiation in *Cyclocarya paliurus*[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2011, 34(6): 17-22. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.2011.06.004.
- [20] 毛霞,刘晶晶,李晓春,等. 雌雄异型早熟青钱柳幼龄林开花习性 & 交配系统分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(6): 47-55. MAO X, LIU J J, LI X C, et al. Flowering biological characteristics and mating system in immature plantations of heterodichogamous *Cyclocarya paliurus*[J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed), 2016, 40(6): 47-55. DOI: 10.3969/j.issn.1000-2006.2016.06.008.
- [21] MAO X, FU X X, HUANG P, et al. Heterodichogamy, pollen viability, and seed set in a population of polyploidy *Cyclocarya paliurus* (Batal.) Iljinskaja (Juglandaceae)[J]. Forests, 2019, 10(4): 347. DOI: 10.3390/f10040347.
- [22] HERRERA C M, JORDANO P, GUTIÁN J, et al. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal[J]. Am Nat, 1998, 152(4): 576-594. DOI: 10.1086/286191.
- [23] KUROVÁ J. The impact of soil properties and forest stand age on the soil seed bank[J]. Folia Geobot, 2016, 51(1): 27-37. DOI: 10.1007/s12224-016-9236-1.
- [24] MASAKI T, NAKASHIZUKA T, NIIYAMA K, et al. Impact of the spatial uncertainty of seed dispersal on tree colonization dynamics in a temperate forest[J]. Oikos, 2019, 128(12): 1816-1828. DOI: 10.1111/oik.06236.
- [25] 程福山,周末,吴蒙嘉,等. 云冷杉针阔混交林枫桦种子雨时空分布及种子萌发特性研究[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(12): 32-39. CHENG F S, ZHOU M, WU M J, et al. Spatiotemporal distribution and seed germination characteristics of *Betula costata* seed rain in the spruce-fir mixed forest[J]. J Beijing For Univ, 2020, 42(12): 32-39. DOI: 10.12171/j.1000-1522.20200077.
- [26] LONG R L, GORECKI M J, RENTON M, et al. The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise[J]. Biol Rev, 2015, 90(1): 31-59. DOI: 10.1111/brv.12095.
- [27] 尚旭岚,徐锡增,方升佐. 青钱柳种子休眠机制[J]. 林业科学, 2011, 47(3): 68-74. SHANG X L, XU X Z, FANG S Z. Seed dormancy mechanism of *Cyclocarya paliurus*[J]. Sci Silvae Sin, 2011, 47(3): 68-74.

(责任编辑 郑琰琰)